

SVEU ILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVO – MATEMATI KI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

Spolna selekcija

Sexual selection

Seminarski rad

Marina Farkaš

Preddiplomski studij molekularne biologije
(Undergraduate Study of Molecular Biology)

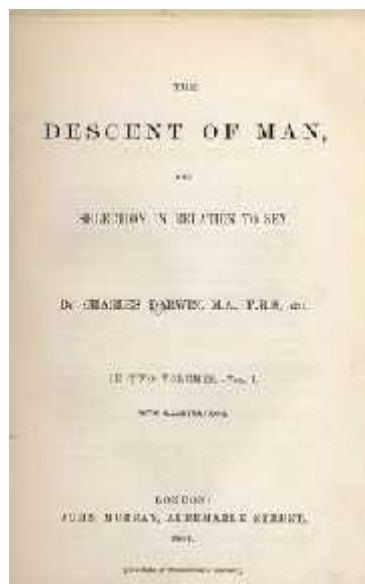
Mentor: prof. dr. sc. M. Kalafati

Zagreb, 2009.

1. Uvod.....	3
2. Postanak i uzroci spolne selekcije	5
3. Spolni dimorfizam	6
3.1. Međudjelovanje spolne i prirodne selekcije	8
4. Mehanizmi djelovanja.....	10
4.1. Intraspolna selekcija	10
4.2. Interspolna selekcija	12
4.3. Borba spolova	14
5. Spolna selekcija kao uzrok specijacije?	15
6. Spolna selekcija kod biljaka	16
7. Literatura.....	18
8. Sažetak	20
9. Summary	21

1. Uvod

U svom najpoznatijem dijelu – „The origin of species“, iz 1859.godine, Darwin je proučavao i različite životinje i njihove evolucijske putove, postavio na čela teorije prirodne selekcije. No, puno je toga Darwin čuo što nije mogao objasniti prirodnom selekcijom, nego je naprotiv, bilo u potpunom kontrastu s njom. Proučavao i različite kukce, ptice (pogotovo paunove), i neke druge skupine, primijetio je da te životinje imaju ponekad čudne karakteristike koje su se razvile u suprotnosti s normalnim pravilima prirodne selekcije. Takve karakteristike pojavljivale su se uglavnom kod mužjaka, a bile su: nepotrebna veličina, razni ukrasi, oružja, glasan pjev, žarko obojenje itd. Darwina je zanimalo: zašto su mužjaci i ženke tako različiti? Koji je to selekciji pritisak koji dovodi do tih, ponekad drastičnih razlika? Te zašto mužjaci riskiraju s takvim „skupim“ i opasnim karakteristikama koje im nimalo ne pomažu u borbi za opstanak? Odgovore na ta pitanja dao je u svome drugom najpoznatijem dijelu – „The descent of man, and selection in relation to sex“, iz 1871.godine (slika 1). U njemu je objasnio da su takve karakteristike nastale kao posljedica borbe za spolnoga partnera, a ne borbe za opstanak, a sam proces njihovog nastajanja nazvao je – spolna selekcija.



Slika 1. C.Darwin: „The descent of man, and selection in relation to sex“

(www.artofteachingscience.com)

„Spolna selekcija (...) ovisi, ne o borbi za opstanak, nego o borbi mužjaka za posjedovanjem ženki; rezultat selekcije nije smrt neuspješnog borca, nego njegov manji ili nikakav broj potomaka.“ (Darwin, 1871.)

Od Darwina do danas, teorija spolne selekcije nije se puno promijenila. Unato brojnim poteškoćama i nerazumijevanju od strane znanstvene zajednice u prošlosti, danas je spolna selekcija jedna od najzanimljivijih i najproučavanijih tema u evoluciji. Uzroci nastanka, mehanizmi kojima djeluje, posljedice koje nosi i međudjelovanje s drugim podvrstama selekcije, danas su, zbog svoje prepoznate važnosti, više nego ikad, predmet zanimanja evolucionista i drugih znanstvenika.

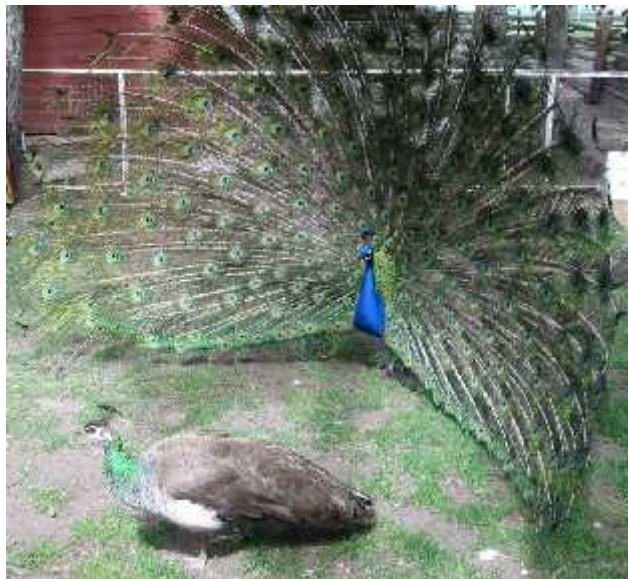
2. Postanak i uzroci spolne selekcije

Najranije korijene spolne selekcije možemo potražiti prije 1,5 – 2,0 milijarde godina, s postankom prvih eukariotskih, to nije prvih spolno - razmnožavaju ih organizama. Ti organizmi bili su izogamni, proizvodili su gamete istoga tipa, tj. nisu se razlikovali u spolu. Najvažniji korak u evoluciji spolne selekcije bio je pojava anizogamnih organizama, odnosno onih koji su proizvodili gamete različite veličine i brojnosti. Jedna skupina (ženski spol) proizvodila je velike gamete, bogate energijom, hranjivim tvarima i feromonima koji su privlače ili gamete druge skupine, a druga (muški spol) je proizvodila male gamete, ali jako brojne i mobilne. Teorija koja objašnjava posljedice ovih razlika u gametama na pojavu spolne selekcije naziva se Batemanov princip.

Ženke tijekom svog života mogu proizvesti samo određeni broj gameta (jajnih stanica), dok mušjaci mogu proizvesti gotovo neograničeni broj i mogu oploditi neograničeni broj ženki. Isto tako, ženke, bez obzira koliko se mušjaka parile, uvijek mogu proizvesti samo jedno potomstvo u određenom trenutku. 1948. godine Angus J. Bateman je napravio istraživanje u kojima je proučavao ovisnost broja partnera i reproduktivnog uspjeha kod mušjaka i ženki vinskih mušica (*Drosophila*). Kao što je i predvidio, ženke su pokazivale puno slabije rezultate, proizvodile su puno manje potomaka i imale su slabiji reproduktivni uspjeh te je njih nazvao „ograničavajući spol“. Kao „ograničavajući spol“, Bateman je zaključio da ženke uvijek ulažu puno više energije u stvaranje potomstva, i puno više gube izborom lošeg partnera. Zbog toga su tijekom evolucije, ženke postale izbirljivije i pomnije biraju partnere. Mušjaci pak manje ulažu u stvaranje potomstva, ali zbog izbirljivih ženki i velike konkurencije, ulažu puno u njihovo osvajanje i međusobnu borbu. Posljedica toga su osnovni mehanizmi djelovanja spolne selekcije: borba mušjaka, izbor ženke, ali i razlika u morfologiji spolova, odnosno spolni dimorfizam.

3. Spolni dimorfizam

Morfološke razlike između mužjaka i ženki iste vrste nazivaju se spolni dimorfizam. Prve takve razlike primijetio je još Darwin na svojim slavnim putovanjima. On je tada uočio kako samo paunovi mužjaci imaju veliki šareni rep koji koriste za zaljubljevanje ženke (slika 2). Također je primijetio da mnogi mužjaci imaju na tijelu ukrase koje ponosno pokazuju ženkama, i oružja koja koriste u borbi s drugim mužjacima, što ženke nikada nisu imale. Kasnije je zaključio da su se ukrasi i oružja pojavili kao posljedica spolne selekcije.



Slika 2. Paun kao primjer spolnog dimorfizma

(www.ardastra.com)

Daljnijim proučavanjem razlika u spolova, Darwin je spolne karakteristike podijelio u dvije osnovne skupine: primarne i sekundarne. Primarne karakteristike su one koje su izravno povezane s reprodukcijom i podrazumijevaju posebnu građu i funkcioniranje spolnih žlijezda i organa. Sekundarne karakteristike nisu povezane izravno s procesom razmnožavanja, nego su, kako je Darwin zaključio, posljedica spolne selekcije. To su gore navedene karakteristike (oružja i atributi) te veličina, snaga, ratobornost, obojenost.

Oružja su karakteristike koje su se razvile zbog borbi koje se vode između pripadnika istoga spola (prvenstveno muškog). Najpoznatiji primjer takve karakteristike su rogovi koje imaju mnogi mušjaci, i koji im služe isključivo u te svrhe. Druge karakteristike razvile su se pak radi osvajanja ženki. Takve karakteristike nazivaju se atributi ili nekada ornamenti. Primjer za to su već spomenuti paunov rep, lijepa obojenja ili privlačan pjev kod ptica. Osim ovih razlika, spolni se dimorfizam najčešće poistovjeđuje s jednom, vjerojatno najopitijom karakteristikom, a to je veličina. Kod mnogih skupina mušjaci su snažniji i veći od ženke, samo je kod nekih skupina (kod većine kukaca i paukova) situacija obratna. Drastičan primjer razlike u veličini predstavlja vrsta *Mirounga angustirostris* (sjeverni morski lav), gdje je mužjak ponekad i pet puta teži od ženke (slika 3).



Slika 3. Mužjak i ženka sjevernog morskog lava

(www.en.wikipedia.org)

3.1. Me udjelovanje spolne i prirodne selekcije

esto pitanje koje su si postavljali znanstvenici koji su se bavili razlikama između spolova bilo je – kako su nastale te razlike, ako se prirodnom selekcijom uvaju samo ona obilježja koja vrsti omogu avaju opstanak i koja su za nju najbolja (i za mužjake i za ženke)? I, zašto mužjaci esto imaju nepotrebne i ponekad „skupe“ dodatke koji im, ne samo da ne pomažu, nego i odmažu u opstanku? Jedan od najboljih primjera za to koliko skupi mogu biti takvi dodaci nastali spolnom selekcijom je vrsta *Megaloceros giganteus* (slika 4), vrsta koja je izumrla prije 10000 tisu a godina (Cohen i sur.1999). Danas se zna da je jedan od najvjerojatnijih razloga njihovog izumiranja bilo njihovo rogovlje koje je bilo preveliko i preteško ak i za najsnažnije mužjake. Što iz razloga što nisu mogli podizati glavu za hranjenje s viših stabala, što zbog usporenosti i ve o j izloženosti predatorima, ove životinje su izumrle zbog svojih atributa i oružja koje im se razvilo spolnom selekcijom.



Slika 4. Davno izumrla vrsta – *Megaloceros giganteus*

(www.arezocitta.com)

Malo manje drasti an primjer me udjelovanja ove dvije vrste selekcija je na primjeru vrste *Giraffa camelopardalis*. Mnogi niz godina smatralo se da je žirafin dugi vrat posljedica prirodne selekcije, prilago avanja uvjetima života i na inu hranjenja. Danas se zahvaljuju i istraživanjima skupine znanstvenika (Simmons, Scheepers 1996)

zna da je dugi vrat posljedica i spolne, a ne samo prirodne selekcije. Naime, žirafe se rijetko kad hrane s drveća, a kada se i hrane, hrane je mnogo i nema kompeticije. Ono za što im prvenstveno služi vrat je borba (slika 5). U svome radu, gore navedeni znanstvenici, pružili su mnoge dokaze koji potvrđuju da je uistinu riječ o spolnoj selekciji: mužjaci imaju 3,5 puta težu lubanju i 30 – 40 cm duži vrat (da je riječ o prirodnoj selekciji i karakteristikama od koje bi korist imala oba spola, razlika bi bila manja), a tijekom evolucije žirafama su se više produžili vratovi nego noge (da je cilj bio postići i visinu, vjerojatno bi bio razmjerni rast). Mužjaci žirafe koriste vrat i glavu za borbu, borbu za ženku i borbu za teritorij, a ženke takve mužjake prije prihvaćaju kao svoje partnere (Pratt, Anderson 1985), iako takvi mužjaci imaju veći mortalitet i lakši su ulov predatorima.



Slika 5. Borba žirafa

(www.flickr.com)

Unato prepirkama znanstvenika radi li se ovdje o prirodnoj ili spolnoj selekciji, istina je vjerojatno negdje u sredini te su žirafe dobar primjer onoga što se vjerojatno događa kod svake skupine životinja – evolucija posredovana me udjelovanjem i prirodne i spolne selekcije, borba za opstanak, ali i ostavljanje što kvalitetnijeg i za borbu spremnijeg potomstva.

4. Mehanizmi djelovanja

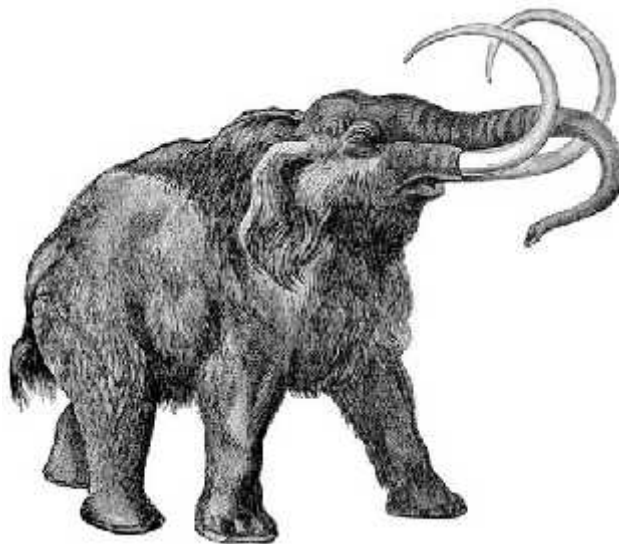
Spolna selekcija djeluje preko dva osnovna i jednog dodatnog mehanizma. Intraspolna selekcija podrazumijeva direktnu borbu između pripadnika jednoga spola, najčešće muškoga, za naklonost drugoga spola ili za teritorij. Zbog toga što ovaj oblik selekcije djeluje uglavnom na mužjake naziva se još i borba mužjaka. Interspolna selekcija se naziva još i odabir ženke, zato što podrazumijeva natjecanje mužjaka za naklonost ženki, a njome nastaju karakteristike koje mužjake prvenstveno čine atraktivnijim i privlačnijim. Treći mehanizam, koji se javlja rijetko, naziva se borba spolova, i o njemu će više riječi biti kasnije.

4.1. Intraspolna selekcija

U ovaj oblik spolne selekcije spadaju već ranije spomenute borbe mužjaka žirafa ili borbe jelena. One karakteristike koje se razvijaju zbog „male to male“ natjecanja nazivaju se oružja. Kod jelena i mnogih drugih skupina to su rogovi, a kod žirafa je to duga kičma, snažni vrat i vrsta lubanja. Kod sisavaca, najčešće oružje su zubi, koji su kod mužjaka puno veći i oštrije nego kod ženki. Kod nekih vrsta svinja ili slonova, kao oružje koriste se kljove. Jedan od najljepših primjera oružja bile su kljove pleistocenskog mamuta - *Mammuthus trogonterii* (slika 6), koje su bile velike 5m. Zanimljivo je da su i današnje pleistocenske životinje imale najveća i najraskošnija oružja, no to se osim sa spolnom selekcijom i borbom za ženku i teritorij, povezuje i s teškim, hladnim uvjetima u kojima su te životinje živjele, odnosno, povezuje se s njihovom borbom za opstanak – prirodnom selekcijom. Ptice kao oružje koriste izbočine („spurs“) na krilima ili nogama. I kukci imaju oružja koja koriste za borbu. To su najčešće oštre izbočine na različitim dijelovima tijela, no kod kukaca se ona jednako javljaju kod oba spola pa se prije stavljaju pod prirodnu nego spolnu selekciju.

Osim izravne borbe, mužjaci se mogu natjecati i svojim spermijima. Takva borba onda se naziva „kompeticija sperme“, a podrazumijeva natjecanje spermija više mužjaka za oplodnju jedne ženke. Kao posljedica ove selekcije, mužjaci su razvili mnoga

zanimljiva svojstva koja im pomažu da pobjede u borbi. Neki mužjaci, kao ve spomenuti sjeverni morski lav, uvaju ženke za vrijeme sezone parenja i onemogu avaju drugim mužjacima da pristupe plodnim ženkama. Drugi, nakon parenja obilježe ženke mokra om i drugim vlastitim teku inama, ine i ih tako neprivla nim potencijalnim novim partnerima. Ponekad mužjaci, kao što to ini mužjak ptice *Prunelle modularis*, prije parenja o isti ženkinu kloaku od zaostale sperme prijašnjih partnera (Heather, Robertson 2005). Ljudi, kao i još neke skupine, razvili su ak i posebnu vrstu spermija koji se nazivaju pomaga ki spermiji (ponekad i „spermij – kamikaze“), koji sprje avaju uspješnu oplodnju stranih spermija, a ponekad imaju i posebne enzime koji ubijaju konkurenciju (Baker, Robin 1996). Ostala svojstva koja su se razvila kod mužjak kao posljedica kompeticije sperme su: produžena kopulacija, ve a ejakulacija, zatvaranje ženskog kopulacijskog otvora nakon parenja te ve i testisi kod skupina kod kojih je primje en ve i promiskuitet ženki, odnosno, kod skupina gdje ženke izmjenjuju ve i broj partnera. Tako npr. ljudi imaju ve e testise od gorila koje su izrazito monogamne, ali i puno manje od bonobosa (*Pan impanza*) koje su izrazito promiskuitetne (Harcourt i sur. 1981).



Slika 6. Pleistocenski mamut – *Mammuthus trogontherii*

(www.onsp.org)

4.2. Interspolna selekcija

Ova vrsta selekcije naziva se još i „female choice“, a odnosi se na odabir partnera od strane „ograničavajućeg spola“, koji je u velikoj većini ženski spol. Kao posljedica interspolne selekcije mužjaci razvijaju različite ukrase, attribute ili ornamente. Ženke su puno izbirljivije u odabiru partnera za parenje i, kao što je još i Darwin primijetio, često izgledaju nezainteresirano i teško osvojivo. Mužjaci su iz toga razloga razvili razne karakteristike kojima pokušavaju osvojiti i zadiviti ženke. Te karakteristike su: ljepota, snaga, sigurnost koju mogu pružiti, izvor hrane koji mogu osigurati, ratobornost prema drugim mužjacima, plodnost itd.



Slika 7. Mužjak *Poecilia reticulata*

(www.freshwaterhobbyist.com)

Interspolna selekcija uvijek je bila najispitivanija grana spolne selekcije. Još u Darwinovo vrijeme, Alfred Wallace koji je podržavao teoriju prirodne selekcije i slagao se s Darwinovim stajalištima, nije podržao i njegovu teoriju spolne selekcije jer je smatrao da je ona pretjerana i neodrživa u stvarnosti. Po njemu, i mnogim drugim njegovim istomišljenicima, ljepota i privlačnost su prebanalne stvari koje ne mogu i ne smiju imati utjecaja u tako kompliciranoj stvari kao što je evolucija. Tek krajem 20. stoljeća, znanstvenici je ponovo poela zanimati ta tematika te su napravljena i

objavljena mnoga istraživanja koja su se bavila spolnom selekcijom, a posebno odabirom ženke kao najsumnjivijom i najopovrganijom sastavnicom teorije.

esti primjer kada se spominje prou avanje utjecaja odabira ženke na reproduktivni uspjeh i spolnu selekciju je vrsta *Poecilia reticulata*, mala tropska ribica poznata i pod imenom Guppy. Mužjaci ove vrste morfološki se znantno razlikuju od ženki, ali i jedni od drugih, i upravo je njihova posebna obojanost razlog sve eš eg korištenja ove vrste za prou avanje reproduktivne biologije, spolnog i ekološkog ponašanja te spolne selekcije. Mužjaci, i to samo odre eni broj njih, imaju intenzivna obojenja kojima privla e ženke (slika 7). Oni ta obojenja koriste kao attribute zbog kojih su ženkama privla niji, što je empirijski potvr eno mnogim istraživanjima. Osim obojenja, ženkama je privla no i ratoborno ponašanje te veli ina kojom se odre eni mužjak izdvaja od drugih.

Veli ina je i ina e naj eš a karakteristika koja je ženkama privla na. Tako je npr. i kod vrste *Artemije franciscane*, jedne slatkovodne vrste rakova koja živi u ekstremno slanim uvjetima, i ije je ponašanje prilikom parenja promatrao još i Darwin na svojim putovanjima, i o kojima je i pisao u svojim najpoznatijim djelima. Naime, ovi mali rakovi prilikom parenja provode sate plivaju i zajedno (slika 8). Pritom mužjak, svojim dora enim prednjim udovima i posebnim ticalima na glavi, drži ženku sve do kopulacije i neko vrijeme nakon nje. Analiziraju i uspješnost pojedinih mužjaka, shvatilo se da ve i mužjaci, s ve im ticalima imaju ve u šansu da uspješno oplode ženku (Tomkins, Dann 2008). Manjim mužjacima ženke nisu dale ni da ih uhvati. Postavlja se pitanje, zašto ženke preferiraju ve e mužjake? Zašto su im privla ni ukrašeniji i borbeniji pojedinci nego oni manji i mirniji? Na ovo se pitanje naj eš e odgovara teorijom koja se naziva „teorija dobrih gena“. Ženke se osje aju sigurnije ako za partnera izaberu snažnijeg mužjaka jer smatraju da e im on pribaviti više hrane, da e ih štititi od potencijalnih predatora i da e im na njihovo potomstvo prenijeti bolje gene. Kao i ostali atributi, veli ina ukazuje na mužjakovo zdravlje, vitalnost i posjedovanje karakteristika koje im pomažu u opstanku, a upravo su to one najpoželjnije karakteristike zbog kojih spolna selekcija i postoji.



Slika 8. *Artemia franciscana* za vrijeme parenja
(www.survivalrivals.org)

4.3. Borba spolova

Coelopa ursina je kukac dvokrilac koji nam može poslužiti kao model za objašnjenje trećeg mehanizma kojom djeluje spolna selekcija. Kada mužjak toga kukca poželi stupiti u spolni odnos sa ženkom, on se prihvaća za nju u letu. Tada započinje zanimljiva borba koja u 48% slučajeva završava odbijanjem ženke (Crean, Gilburn 1998). Takva borba naziva se predkopulacijska borba i posljedica nje je moguća pozitivna spolna selekcija jačih i većih mužjaka. Za razliku od metode izbora ženke, ovdje su takve karakteristike kod mužjaka izabrane pasivno. Naime, ženke ne preferiraju parenje s jakim mužjacima, nego jednostavno one slabije lakše odbiju. Snažniji mužjaci mogu duže izdržati borbu, uporniji su i na kraju im se ženka predaje. Često se smatra da je njihova veličina više nuspojava, nego posljedica selekcije pa se ovaj mehanizam stavlja pod upitnik i još uvijek navodi samo kao moguć i dodatni mehanizam, uz osnovna dva.

5. Spolna selekcija kao uzrok specijacije?

Specijacija je proces nastajanja novih vrsta. Danas postoje poznati i dokazani mehanizmi specijacije (alopatrijska i simpatrijska specijacija), no sve eš e kao jedan od mogu ih uzroka toga procesa spominje se i spolna selekcija. Iako su istraživanja na tom polju tek u svojim za ecima, postoje primjeri u prirodi koji ukazuju na tu mogu nost.

Gryllus texensis i *Gryllus rubens* su sjevernoameri ke sestrinske vrste poljskih skakavaca. Morfološki su to identi ne vrste pa se još nazivaju i kripti ke sestrinske vrste. Jedino u emu se one razlikuju je frekvencija pjeva mužjaka za vrijeme sezone parenja (Gray, Cade 2000). Znanstvenici su prou avanjem reprodukcije ovih skakavaca ustanovili da je u laboratorijskim uvjetima mogu e proizvesti hibride (iji je pjev frekvencije izme u dva roditeljska), no u prirodi, *G. texensis* i *G. rubens* se nikada me usobno ne pare. Da bi analizirali uzrok te reproduktivne izolacije i op enito specijacije ovih dvaju vrsta, znanstvenici su analizirali povezanost frekvencije pjeva i odabira partnera. Ustanovljeno je da i jedna i druga vrsta prepoznaju pjev i vlastite i tu e vrste. Nadalje, ako su bile izložene samo jednoj frekvenciji, bez obzira koja ona bila, ženke su pozitivno reagirale i dolazilo je do parenja. No, ako su bile izložene obadvjema frekvencijama, bez iznimke, sve ženke izabirale su partnera samo svoje vrste. Na temelju tih rezultata, zaklju eno je da je odabir ženke i samim time spolna selekcija, vrlo vjerojatno igrala klju nu ulogu u prezigotnoj izolaciji koja je dovela do specijacije ovih vrsta.

6. Spolna selekcija kod biljaka

Darwin je smatrao da se spolna selekcija ne može odnositi na niže životinje i hermafrodite jer oni imaju primitivan živani sustav i preslabe mentalne sposobnosti da bi cijenili tu u ljepotu i druge karakteristike. Zbog toga ni ne udi da u svojim radovima nikada nije spominjao biljke kao organizme na koje bi ta vrsta selekcije mogla djelovati. Još do prije 10 godina, znanstvenici su se slagali s tim stavom prvenstveno zbog mišljenja da je osnovna posljedica spolne selekcije razvoj sekundarnih spolnih karakteristika, koje biljke nemaju. No, krajem 20. stoljeća, javljaju se i prvi znanstvenici sa suprotnim mišljenjem. Jedan od njih je i Arnold, koji 1994. godine ustvrđuje kako je spolna selekcija vrsta selekcije koja proizlazi iz razlika u reproduktivnom uspjehu, a kako kod biljaka postoji borba za oprašivanjem i oplodnjom druge biljke, iako ona nije izravna kao što je to kod životinja, moguće ju je primijeniti i na biljke. Vrsta spolne selekcije koja djeluje na biljke naziva se interakcijski – neovisna spolna selekcija (Murphy 1998).



Slika 9. *Polemonium viscosum*
(www.flickr.com)

Kod empirijskog istraživanja ovog fenomena kod biljaka, tj. kod analiziranja reproduktivnog uspjeha određene biljke, najčešće se analizira količina peluda prenesena s muškoga cvijeta i količina peluda prenesena na ženski cvijet, u odnosu na neke morfološke karakteristike toga cvijeta. Jedno od prvih takvih istraživanja vršeno je na hermafroditskoj, alpskoj biljci *Polemonium viscosum* (slika 9) (Galen, Stanton 1989). Ta biljka ne može se sama oprašiti, nego kao oprašivača koristi kukce, najčešće *Bombus terrestris* (bubamara). U svome eksperimentu, Galen i Stanton analizirali su količinu prenesenog i primljenog peluda na ženske i muške cvjetove koji su imali različite karakteristike: različite širine ocvjetavanja, različite visine tupa, različiti intenzitet obojenja latica itd. Ono što su zaključili je da te karakteristike svakako utječu na reproduktivni uspjeh biljke. Na uspjeh muškoga spola, utjecalo je obojenje latica, šire ocvjetavanje, veće latice i, općenito možemo reći, ljepši i kukcima privlačniji cvijet. Na uspjeh ženskoga cvijeta, utjecali su visina tupa, veća izbačenost tupa, veća njuška tupa, odnosno sve karakteristike koje su doprinijele većoj količini primljenog peluda. Ako je biljka dvospolna, pokazalo se da selekcija ide ili u istom ili u suprotnom smjeru za muške i ženske cvjetove, odnosno, da sa vremenom, selekcijski prevlada jedan spol ili se ravnomjerno razvijaju na istoj biljci oba spola.

Iako ni dan danas nije dokazano da spolna selekcija ima utjecaja na reproduktivni uspjeh biljaka, jer je još mnogo neodgovorenih pitanja i nepoznanica, ovakvi i slični eksperimenti ukazuju da je moguće da su se određene karakteristike razvile kao posljedica pozitivne spolne selekcije.

7. Literatura

- Andersson: Sexual selection, Princeton University Press, 1994.
- Anderson, Pratt, 1982., Population, distribution, and behaviour of giraffe in the Amscha National park, Tanzania, Journal of natural history 16:481-489
- Arnold, 1994., Is there a unifying concept of sexual selection that applies to both plants and animals?, Am. Nat. 144:51-62
- Arnqvist, Rowe: Sexual conflict, Princeton University Press, 2005.
- Ashman, Delph: Trait selection in flowering plants: how does sexual selection contribute, 2006.
- Baker, Robin: Sperm wars: The science of sex, 1996.
- Brooks, Head, 2004., Sexual coercion and the opportunity for sexual selection in guppies, An. Beh. 71:515-522
- Brooks, Kokko, 2003., Sexy to die for? Sexual selection and the risk of extinction, Ann. Zool. Fennici, 40:207-219
- Cade, Gray: Sexual selection and speciation in field crickets, 2000.
- Cohen, Moen, Pastor, 1999., Antlers growth and extinction of Irish elk, Evol. Ecol. Res. 1:235-249
- Crean, Gilburn, 1998., Sexual selection as a side-effect of sexual conflict in the seaweed fly, Coelopa Ursina
- Darwin: The descent of man, and selection in relation to sex. J. Murray, London, 1871.
- Galen, Stanton, 1989., Bumble bee pollination and floral morphology. Am. J Bot. 76:419-426
- Harcourt, Harvey, Larson, Shart, 1981., Testis weight, body weight and breeding system in primates, Nature 293:55-57
- Heather, Robinson: The field guide to the birds of New Zeland, 2005.
- Hoekstra, Stearns: Evolution, Oxford University Press, 2005.
- Houde, 1997., Sex, color, and mate choice in guppies, Princeton University Press
- Miller: The mating mind, Anchor Books, 2001.

- Murphy, 1998., Interaction – independent sexual selection and the mechanisms of sexual selection, *Evolution* 52:8-18
- Scheepers, Simmons, 1996., Winning by neck: sexual selection in the evolution of giraffe, *Am. Nat.* 148
- http://www.stanford.edu/group/stanfordbirds/text/essays/Sexual_Selection.html

8. Sažetak

Spolna selekcija je selekcija onih karakteristika koje su povezane s reproduktivnim uspjehom i borbom za spolnoga partnera. Takve karakteristike povećavaju šansu jedinke za uspješnim razmnožavanjem i prenošenjem svojih gena na potomstvo. Porijeklo spolne selekcije je u nastanku anizogamnih organizama, odnosno dva spola s različitim gametama i različitim reproduktivnim uspjehom. Spolna selekcija većinom djeluje na muški spol jer oni imaju veći i reproduktivni uspjeh, mogu proizvesti više potomstva, a manje ulažu u potomstvo i stoga su manje „ograničavajući“ spol. Dva mehanizma preko kojih djeluje ovaj oblik selekcije su borba mužjaka i odabir ženke. Borbom mužjaka razvijaju se „oružja“, a odabirom ženke „atributi“. Ponekad djeluje i dodatni, treći mehanizam koji se naziva borba spolova ili spolni konflikt. Posljedica spolne selekcije je i različitost između spolova jedinki iste vrste, odnosno spolni dimorfizam. Osim na životinje, spolna selekcija ponekad djeluje i na biljke, prvenstveno, dvospolne biljke cvjetnice. One spolnom selekcijom stvaraju cvjetove koji su ljepši, uočljiviji i primamljiviji oprašivačima, čime povećavaju svoj reproduktivni uspjeh.

9. Summary

Sexual selection is a selection of characteristics that are associated with reproductive success and competition for the mate. Those characteristics increase chances of an individual for successful reproduction and chances of passing their genes to the next generation. The origin of sexual selection is associated with evolution of anisogamous organism, two sexes that produced different gametes and had different reproductive success. Sexual selection mostly operates on males because they have bigger reproductive success, create larger offspring but invest less in it and because of that, they are called less limited sex. This type of selection works thru two mechanism: male to male combat and female choice. Traits or characteristics selected by male to male combat are referred to as "weapons", and traits selected by female choice are called "ornaments". Sometimes, there is a third mechanism called sexual conflict. The consequences of sexual selection are difference between males and females of a species that are called sexual dimorphisms. Besides the animals, sexual selection sometimes operates on plants, primarily on hermaphroditic flowering plants. By sexual selection they create flowers that are more beautiful, noticeable and more attractive to pollinators, which increases their reproductive success.